

*LE MODE D'ALIMENTATION
DES PREMIERS VERTÉBRÉS
ET L'ORIGINE DES MÂCHOIRES*

Par J. LESSERTISSEUR et D. ROBINEAU

II. — LES CORRÉLATIONS ET LES CONSÉQUENCES¹

La destinée des arcs prémandibulaires

Il nous faut maintenant revenir sur la question des arcs prémandibulaires. Quoique les auteurs, on l'a vu, ne soient pas d'accord sur leur nombre théorique, l'existence, chez les ancêtres des Vertébrés, d'au moins un arc antérieur à la mandibule est très généralement adoptée, et certains auteurs (JAEKEL ; SEWERTZOFF) en reconnaissent plusieurs. Nous avons nous-mêmes admis ci-dessus, à titre d'hypothèse plausible, deux tels arcs.

Le premier d'entre eux est donc incertain. Les preuves de son existence sont en effet de valeur médiocre. Si on fait appel à l'anatomie des formes actuelles, elle a été parfois inférée d'une interprétation du plus antérieur des nerfs crâniens vrais², le nerf terminal ou nerf zéro. Ce nerf, qu'on admet purement sensitif, naît caudalement par rapport aux filets olfactifs (à la face interne du bulbe olfactif) et porte, près de son point d'émergence, un petit renflement ganglionnaire, ce qui a permis de l'assimiler à une racine dorsale, et amène par conséquent à le comparer aux nerfs viscéraux, avec lesquels il ne présente d'ailleurs aucune autre analogie. Sa position préoptique rend cette interprétation fragile³.

Un autre argument, que nous examinerons un peu plus longuement, permet de retrouver deux arcs prémandibulaires, ou davantage, dans les cartilages labiaux des Elasmobranches et de quelques Poissons osseux. Ce sont de petites baguettes cartilagineuses superficielles (fig. 22), articulées entre elles, ainsi qu'avec la mâchoire supérieure et avec la mandibule. On en reconnaît habituellement un inférieur ou ventral et deux supérieurs ou dorsaux. Chez les Holocéphales, s'y ajoutent des cartilages nasaux (autour des narines). Les cartilages labiaux ont été, sans preuve bien évidente, considérés déjà par GEGENBAUR (1872), mais surtout par JAEKEL (1926) et par SEWERTZOFF (1916, 1931) comme les restes d'arcs prémandibulaires (Prbr3 et Prbr4 dans la nomenclature de ce dernier auteur). Cette idée a été fréquemment reprise ensuite, et est encore admise par STENSIÖ (1963, 1969).

L'objection principale à son encontre est la position très superficielle et très latérale de ces « arcs » par rapport à l'arc mandibulaire. Aussi, d'autres

1. Voir 1^o partie in : *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **41**, 6, 1969 (1970) pp. 1321-1347.

2. Le nerf olfactif et le nerf optique ne sont que des tractus du système central. Ils ne correspondent à aucun segment, mais à la partie antérieure non segmentée de la tête (acron).

3. Chez les Vertébrés terrestres, c'est le nerf de l'organe de Jacobson.

auteurs préfèrent-ils y voir, soit une structure analogue ou homologue aux cartilages des cirres oraux (anneau péri-buccal) des Acraniens et des Myxines¹ (POLLARD, 1895), soit une néoformation sans signification phylogénétique (KERR, 1919 ; GOODRICH, 1931 ; HOLMGREN, 1942). L'hypothèse plausible qu'il puisse s'agir de pièces exobranchiales (extramandibulaires) sériellement homologues des cartilages extra-hyaux et extra-branchiaux des arcs suivants (cf. *supra*) ne semble pas avoir été développée explicitement. Les deux types de formations sont cependant groupés par DEVILLERS (1958) sous le terme commun de « cartilages extra-viscéraux » (p. 578).

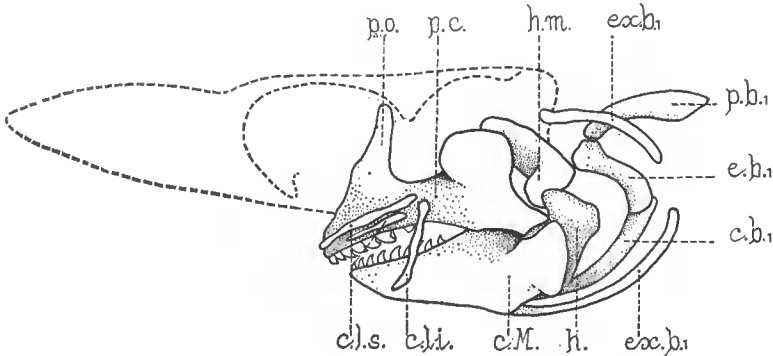


FIG. 22. — *Squalus acanthias*, squelette viscéral, vue latérale, (contours du neurocrâne en pointillé) (d'après DEVILLERS, 1958).

e.b.₁, épibranchial du premier arc branchial ; c.l.i., cartilage labial inférieur ; c.l.s., cartilages labiaux supérieurs ; c.M., cartilage de Meckel ; e.b.₁, épibranchial du premier arc branchial ; ex.b.₁, cartilages extrabranchiaux du premier arc ; h., hyoïde ; h.m., hyomandibulaire ; p.h.₁, pharyngobranchial du premier arc branchial ; p.c., palato-carré ; p.o., processus orbitaire.

En revanche, la paléontologie nous apporte une meilleure preuve de l'existence du deuxième (?) arc prémandibulaire théorique. Chez les Ostracodermes, en effet, et tout spécialement chez les Ostéostracés, l'observation de la face interne du bouclier céphalique et la méthode des coupes sériées ont permis une interprétation précise de la région oralo-branchiale (STENSIÖ, 1927).

Le plafond de la chambre oralo-branchiale est, chez les Céphalaspides, découpé par des côtes interbranchiales (fig. 23). La portion dorsale des arcs viscéraux forme en effet un ensemble osseux, rappelant l'endosquelette cartilagineux de la Lamproie. Sur ces crêtes devaient s'attacher des diaphragmes interbranchiaux et entre elles s'observent des fosses ou compartiments branchiaux, bien individualisés, au nombre de onze, le dernier souvent vestigial. Ces fosses ne s'ouvrent pas directement à l'extérieur, mais par l'intermédiaire d'atria extra-branchiaux auxquels faisaient suite des conduits branchiaux (dispositif connu aussi chez la Lamproie). Sur certains spécimens, on peut distinguer des traces de lamelles branchiales. A l'avant, une crête prébranchiale aurait porté une hémibranchie postérieure.

L'interprétation de ce dispositif résulte de la correspondance établie entre arcs viscéraux et nerfs, que nous avons indiquée ci-dessus. Dans le bouclier

1. Des formations comparables auraient existé aussi chez l'énigmatique *Palaeospondylus* (Bulman, 1931), considéré par beaucoup comme un Agnathe.

céphalique, le passage des nerfs peut en effet être suivi, et l'observation confirme qu'à chaque crête correspond un nerf¹. Le nerf le plus antérieur, parallèle à l'axe de symétrie de la tête et longeant le plancher de l'orbite, ne peut être que le profond (V_1), indépendant aussi chez la Lamproie : il aboutit à la crête prébranchiale. Si on admet que la première crête interbranchiale correspond à l'arc mandibulaire, la deuxième à l'arc hyoïdien, etc., la crête prébranchiale serait donc un arc prémandibulaire, et il existerait une chambre branchiale préspiraculaire.

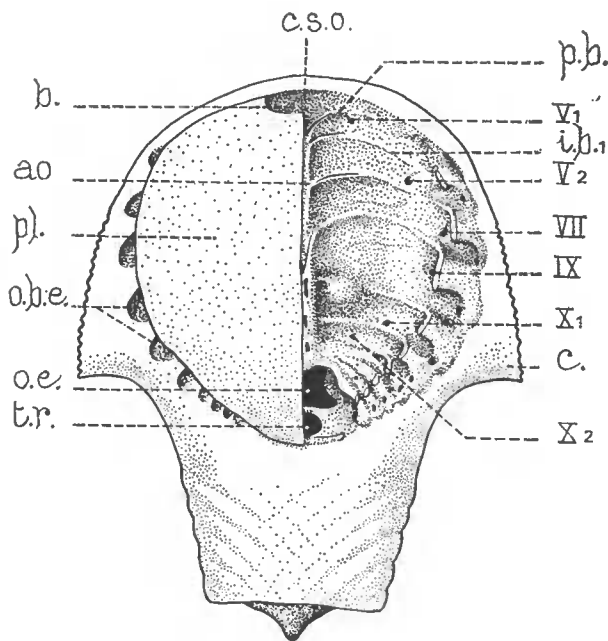


FIG. 23. — *Cephalaspis*, bouclier, vue ventrale.

A gauche, reconstitution du plancher de la chambre oralo-branchiale (d'après WESTOLL, in YOUNG, 1950, modifié).

ao, sillon aortique ; h., bouche ; c., corne du bouclier ; c.s.o., champ supra-oral ; i.b.₁, première crête interbranchiale ; o.b.e., orifices branchiaux externes ; o.e., orifice œsophagien de la cloison post-branchiale ; p.b., crête prébranchiale ; pl., plancher de la chambre oralo-branchiale ; t.r., orifice du tronc artériel dans la cloison post-branchiale ; canaux : V_1 , du nerf profond ; V_2 , de la branche supérieure du trijumeau ; VII, du facial ; IX, du glossopharyngien antérieur ; X_{1-2} ..., des divers rameaux du vague.

Cette interprétation a pourtant été contestée. WATSON, décalant d'un rang la série, admettait chez ces animaux deux fosses préspiraculaires, ce qui correspond à l'existence de deux arcs et de deux nerfs prémandibulaires, et certains auteurs continuent de préférer ce point de vue. À l'inverse, DAMAS (1954) pense que la prétendue chambre préspiraculaire ne serait qu'un diverticule du stomodéum, et qu'il n'existerait alors aucun arc en avant de l'arc mandibulaire. Mais, depuis cette critique, STENSIÖ a pu observer sur cette chambre un orifice et l'empreinte d'une hémibranchie. Il nous paraît donc établi qu'il a existé,

1. Chez les Agnathes, les nerfs branchiaux ne comportent qu'une branche prétrématique.

à l'origine des Vertébrés, au moins un arc branchial prémandibulaire fonctionnel. Des traces en ont d'ailleurs été retrouvées, mais sous des formes modifiées, chez d'autres Ostracodermes, et même une invagination du pharynx de l'Ammocète, qui disparaît chez l'adulte, a été interprétée comme chambre préspiraculaire.

Qu'est donc devenu cet arc ? Pour tenter de le comprendre, il nous faut revenir un instant à la théorie vertébrale du crâne, dont nous avons dit un mot ci-dessus. Avec le progrès des recherches embryologiques, cette théorie simple s'est peu à peu transformée et compliquée (SABAN, 1964). Les segments qui contribuent à l'édification de la tête des Vertébrés (fig. 24) et où la majorité

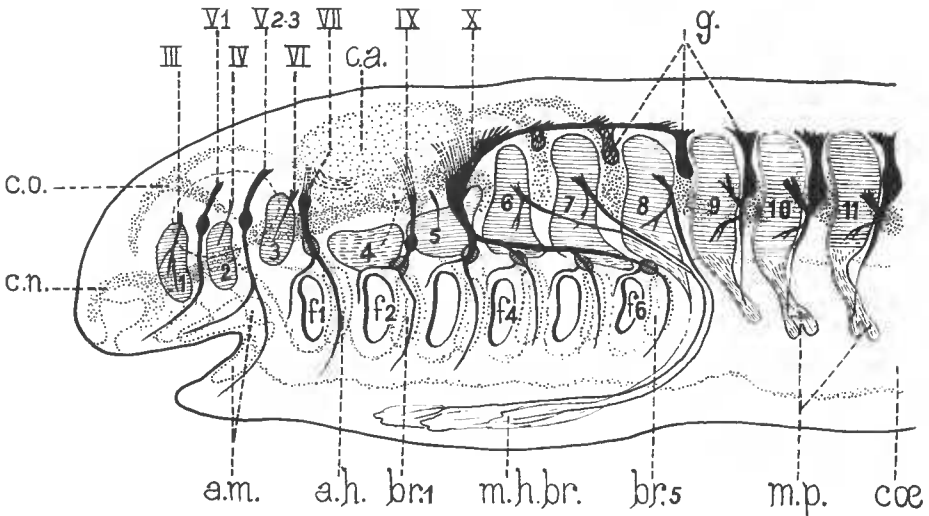


FIG. 24. — Schéma de l'organisation de la tête du Vertébré (*Scyllium*) (d'après GOODRICH, 1930).

a.h., arc hyoïdien ; a.m., arc mandibulaire ; br.1-5, 1^e à 5^e arcs branchiaux ; c.a., capsule auditive. c.n., capsule nasale ; c.o., cartilage orbitaire ; coe, coelome ; g., ganglions segmentaires ; m.h.br., muscles hypobranchiaux ; m.p., muscles de la nageoire pectorale ; 1 à 11, myomères ; III, nerf moteur oculaire commun ; IV, nerf pathétique (trochléaire) ; V₁, nerf profond ; V₂₋₃, nerf trijumeau ; VI, nerf moteur oculaire externe (*abducens*) ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague (pneumogastrique).

des embryologistes continuent à reconnaître, sinon des vertèbres, du moins des « protovertèbres », des « somites » imparfaits, ne sont nullement les seuls constituants de la tête. D'une part, en avant d'eux, dans la région préchordale, existe une partie insegmentée, un acron, qui forme le prosencéphale et ses prolongements sensoriels (vésicules olfactives et optiques, « nerfs » crâniens I et II). D'autre part, la segmentation branchiale (branchiomérie) apparaît indépendante de la métamérie générale. Tandis que celle-ci contribue dorsalement à la constitution des éléments axiaux de la tête : cartilages du neurocrâne et certains muscles (muscles oculo-moteurs) innervés par des racines nerveuses de type ventral (nerfs crâniens III, IV et VI)¹, celle-là résulte d'un processus différent et édifie latéralement les diverses structures viscérales : poches et arcs

1. Des somites sont aussi annexés secondairement à la partie postérieure de la tête (occipitalisation). D'autre part, on l'a vu, certains muscles, en particulier hypobranchiaux, appartiennent aussi originellement à la musculature troncale.

branchiaux, avec leurs muscles, leurs placodes et leurs éléments nerveux particuliers, correspondant à des racines dorsales (nerfs crâniens V, VII-VIII, IX et X, voyez ci-dessus). La correspondance entre les deux segmentations, somatomérique et branchiomérique, peut être plus ou moins clairement établie (ce qui permet d'appliquer les mêmes noms aux segments en vis-à-vis : « prémandibulaire », « mandibulaire », « hyoïdien », etc.), mais elle est en fait secondaire (cf. GASC et LESSERTISSEUR, 1964).

Pour ce qui concerne les éléments squelettiques, on ne considère comme « neurocrânien », au sens strict, que le cartilage qui s'organise autour du cerveau à partir de l'ébauche de la paroi crânienne primordiale, constituée par la dure-mère et son péri-chondre. Ce cartilage provient du mésoderme (entomésoderme) des sclérotomes céphaliques. Au contraire, les cartilages branchiaux ont une origine indépendante de la paroi crânienne ; ils semblent provenir, par migration cellulaire (KASTSCHENKO, 1888) du « méséctoderme » de la crête neurale (dite aussi « crête ganglionnaire », parce qu'elle donne naissance aux racines sensorielles des nerfs et aux placodes).

Or, la partie antérieure du plancher neurocrânien se constitue, chez tous les Vertébrés, dans la région préchordale, à partir de deux baguettes cartilagineuses ou *trabécules*, qui délimitent de part et d'autre un espace dit sous-hypophysaire (ou sub-pituitaire), où passent la tige pituitaire et l'artère carotide interne. À strictement parler, cet espace, situé ventralement à la dure-mère, est donc extra-crânien, et les trabécules ne semblent pas, en ce sens, appartenir au neurocrâne. D'autre part, ces trabécules apparaissent, par condensation du mésenchyme, en étroite association avec l'ébauche de la partie dorsale de l'arc mandibulaire (palato-carré), à laquelle elles font suite vers l'avant (cf. fig. 15 C). Pour ces deux raisons, il était donc logique d'admettre qu'elles appartiennent originellement au squelette viscéral, et non au squelette neurocrânien. Cette hypothèse a été formulée pour la première fois par HUXLEY (1874), et appuyée depuis par de nombreux embryologistes, dont ALLIS (1923) et DE BEER (1934).

Il revenait à l'embryologie expérimentale de transformer ces présomptions en preuves. Dans ce but, un grand nombre d'expérimentateurs depuis STONE (1929) et RAVEN (1931) tentèrent, en opérant généralement sur des Amphibiens, le matériel le plus maniable, l'expérience suivante : on procède, dans un stade précoce du développement (neurula), à l'extirpation de la crête neurale ou de son ébauche, dans la région céphalique. Dans ces conditions, non seulement les arcs viscéraux n'apparaissent pas, mais non plus les trabécules, alors que les autres cartilages crâniens, provenant du mésenchyme entomésodermique des sclérotomes, se forment normalement. Ultérieurement, des expériences de greffe interspécifique (HOLTFRETER, 1935, et al.) montrèrent que cette absence n'était pas due à la simple inhibition d'un éventuel phénomène d'induction embryonnaire, mais que le matériel cellulaire de la crête neurale embryonnaire entraînait effectivement dans la constitution des arcs viscéraux et des trabécules (ceux qui se développent dans ces conditions sont du type de l'espèce à laquelle appartient le greffon). Dans ces conditions, il paraît donc bien légitime — même si cela souffre quelques atténuations¹ — de considérer les trabécules comme représentant un matériel originellement viscéral. En revanche, il serait inexact d'admettre, comme l'avait fait ALLIS, que les cartilages polaires, qui leur font

1. Il semble exister deux types de trabécules : ils seraient formés soit uniquement par l'ectomésenchyme (Téléostomes, Dipneustes, Amphibiens), soit partiellement par l'ectomésenchyme et par l'entomésenchyme (Cyclostomes, Elasmobranches) (BERGMAR, 1959).

suite vers l'arrière, et par l'intermédiaire desquels les trabécules se rattachent ultérieurement à la partie postérieure du plancher neurocrânien (parachordaux) appartiennent aussi au squelette viscéral.

Malheureusement, la suite du raisonnement, par lequel nous rejoignons le problème de la destinée de l'arc prémandibulaire, est moins solide. À quel arc, en effet, faut-il rapporter les trabécules ? ALLIS (1923) et DE BEER (1931 ; 1937), travaillant essentiellement sur les Elasmobranches, les rapportent, en considérant surtout leur position, à l'arc prémandibulaire. Mais JARVIK (1954), BERTMAR (1959), STENSIÖ (1969), travaillant sur d'autres groupes de Poissons, y voient plus volontiers des éléments d'origine mandibulaire (infrapharyngomandibulaire). Ce problème est d'ailleurs étroitement lié à celui de la destinée des pièces supérieures de l'arc mandibulaire (cf. *infra*) et à celui de la suspension de la mandibule, à propos duquel nous le retrouverons sommairement tout à l'heure.

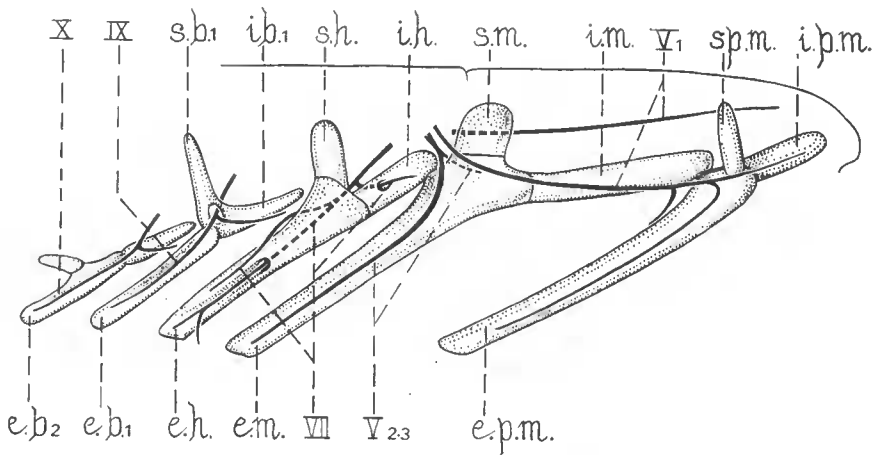


FIG. 25. — Interprétation de la portion dorsale des arcs viscéraux chez *Eusthenopteron* (Crossoptérygien) et leurs rapports approximatifs avec les nerfs branchiaux (d'après JARVIK, 1954).

e.b.₁₋₂, épibranchiaux des deux premiers arcs branchiaux ; e.h., épihyoïdien ; e.m., épimandibulaire ; e.p.m., épiprémandibulaire ; ib.₁, infrapharyngobranchial du premier arc branchial ; i.h., infrapharyngohyoïdien ; i.m., infrapharyngomandibulaire ; i.p.m., infrapharyngoprémmandibulaire ; s.b.₁, suprapharyngobranchial du premier arc branchial ; s.h., suprapharyngohyoïdien ; s.m., suprapharyngomandibulaire ; sp.m., suprapharyngoprémmandibulaire ; V₁, nerf profond ; V₂₋₃, nerf trijumeau ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague.

Cependant, ces derniers auteurs n'en admettent pas moins que l'arc prémandibulaire a laissé des traces importantes dans l'anatomie des Gnathostomes. Ainsi, pour JARVIK et pour STENSIÖ, on retrouverait des restes de cet arc à la fois dans l'endocrâne et dans le palato-carré (fig. 25). Quant à l'endocrâne, les éléments prémandibulaires seraient représentés dans la région du museau : la lamelle orbito-nasale représenterait l'élément suprapharyngoprémmandibulaire, tandis que la portion ventrale de la région ethmoïdienne, supportant le vomer (*pars palatina* des Sélaciens, la moitié antérieure de la commissure palatocarrée des Actinoptérygiens), représenterait l'élément infrapharyngoprémmandibulaire. Quant au palato-carré, on l'a dit, sa région antéro-latérale (*pars palatina*, processus ptérygoïdien) correspondrait à l'élément « épal » de l'arc (épiprémandibulaire).

Cette théorie, sans doute quelque peu abstraite, a le mérite d'expliquer simplement les connexions entre palato-carré et endocrâne : les deux éléments articulaires présents dans cette région chez les Gnathostomes les plus archaïques (processus orbitaire et processus basal, cf. *infra*) correspondent naturellement aux articulations primitives entre éléments pharyngo-branchiaux et épibranchiaux des deux premiers arcs.

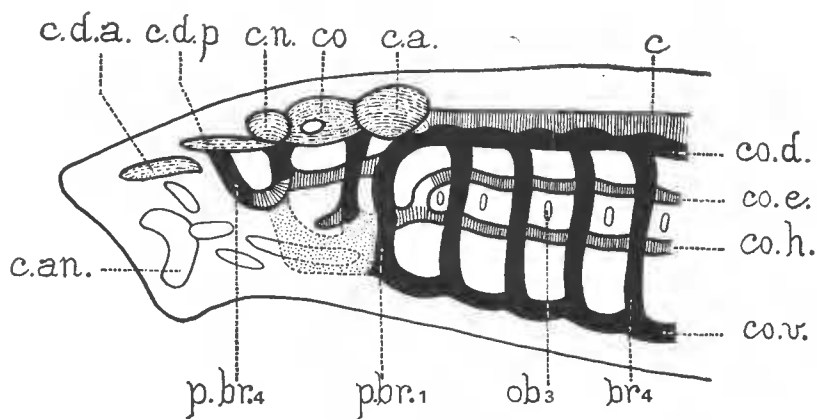


Fig. 26. — Interprétation du squelette céphalique de la Lamproie (*Petromyzon*), par SEWERTZOFF.

En noir, arcs et commissures longitudinales, ventrale et dorsale ; *en hachuré*, corde et commissure épi- et hypotrématisques ; *en hachuré-tiré*, cartilages endocrâniens ; *en blanc*, d'avant en arrière, cartilages annulaire, latéral antérieur, styliforme, médio-ventral, lingual, ce dernier en partie masqué par, *en pointillé*, plaque mésenchymateuse (d'après SEWERTZOFF, in CORSY, 1933).

br.₄, 4^e arc branchial ; c., corde ; c.a., cartilage auditif, c.an., cartilage annulaire ; c.d.a., cartilage dorsal antérieur ; c.d.p., cartilage dorsal postérieur ; c.n., cartilage nasal ; co., cartilage orbitaire ; co.d., commissure dorsale ; co.e., commissure épitrématisque ; co.h., commissure hypotrématisque ; co.v., commissure ventrale ; ob₃, troisième orifice branchial ; p.br.₁, premier arc prébranchial (hyoïdien) ; p.br.₄, quatrième arc prébranchial.

La disparition du ou des arcs prémandibulaires est certainement très ancienne : seuls, on l'a vu, les Céphalaspides possédaient encore sans doute un tel arc fonctionnel. Les auteurs se sont donc efforcés de déceler chez les autres Cyclostomes, actuels ou fossiles, des vestiges de ces arcs perdus. Nous ne pouvons traiter ici ce problème difficile, qui dépasse quelque peu notre sujet. Indiquons seulement, à titre d'exemple, que SEWERTZOFF croit retrouver, dans le squelette viscéral de la Lamproie, des éléments appartenant à deux arcs prémandibulaires (fig. 26).

La suspension de la mandibule

La fonction prédatrice ou rétentrice de l'arc mandibulaire, transformé en pince préhensile par l'évolution esquissée ci-dessus, lui impose une certaine fixité, un point d'appui solide sur le crâne. Les arcs viscéraux, ou plus précisément leur segment proximal (le pharyngobranchial, qu'il soit simple ou double), ne sont en effet typiquement attachés au crâne que par des connexions ligamentaires lâches.

On peut donc, par cohérence, imaginer qu'avant l'apparition des Gnathostomes, la suspension de l'arc mandibulaire était semblable à celle des autres arcs viscéraux (paléostylie). On doit reconnaître cependant que ce type primitif

d'articulation est totalement inconnu, tant chez les formes Agnathes que chez les Gnathostomes, tant chez les actuels que chez les fossiles.

Chez les Agnathes en effet, les régions proximales des premiers arcs branchiaux, comprenant l'arc mandibulaire et l'arc hyoïdien, voire même de tous les arcs, sont soudées à la face inférieure de l'endocrâne (mode autostylique, ou plus précisément « autosystylique »). Ainsi, chez les Ostéostracés, les arcs

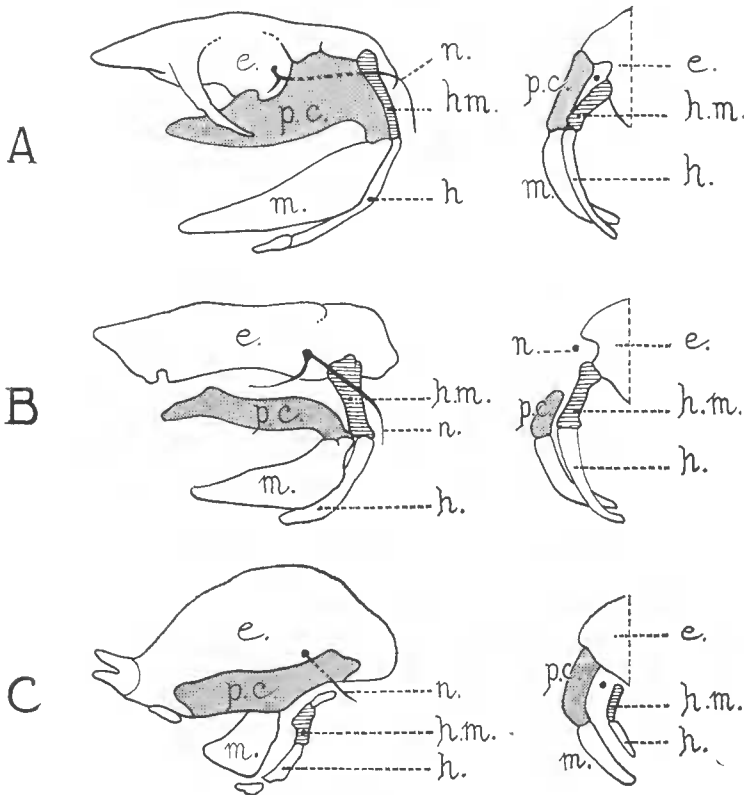


FIG. 27. — Divers types de suspension des mâchoires chez les Chondrichthyens.

Types : A, amphistylitique (Sélaciens primitifs) ; B, hyostylitique (la plupart des Sélaciens) ; C, autostylitique (Holocéphales). A gauche, vue latérale ; à droite, vue postérieure (d'après ARAMBOURG et BERTIN, 1958). e., endocrâne ; h., hyoïde ; h.m., hyomandibulaire ; m., mandibule (cartilage de Meckel) ; n., branche hyomandibulaire du nerf facial ; p. c., palato-carré.

apparaissent seulement sous forme de crêtes à la face interne du bouclier céphalique. Ce n'est là sans doute qu'une raison de plus pour penser que les Gnathostomes ne dérivent d'aucune forme connue d'Agnathes, mais on doit alors tenter de comprendre comment les ancêtres préichthyens des Gnathostomes ont pu passer de la paléostylie primitive aux divers types connus de suspension de la mandibule.

Les Poissons, même les plus archaïques, sont en effet très loin de présenter quelque unité à cet égard. Tantôt le palato-carré n'est relié à l'endocrâne que par des processus dorsaux articulaires, au nombre de deux ou trois (orbitaire,

basal, otique), ce qui semble avoir été le cas des Acanthodiens (au moins dans l'hypothèse de l'aphétohyoïdic) : c'est le type autostylique (autodistylique). Plus souvent, se produit une articulation supplémentaire avec l'élément proximal de l'arc hyoïdien, l'hyomandibulaire : c'est le type amphistylique, représenté par la majorité des Arthrodires et les Sélaciens les plus primitifs. Tantôt cet hyomandibulaire se développe et devient le principal suspenseur de la mâchoire (type hyostylique) : c'est le mode le plus répandu, avec des modalités différentes, chez les Sélaciens et les Actinoptérygiens. Tantôt enfin le palato-carré se soude à l'endocrâne, comme chez les Agnathes, réalisant le type autostylique : c'est le cas des Holocéphales et des Dipneustes, mais ici l'arc hyoïdien n'intervient pas (fig. 27).

Sans vouloir entrer dans le détail des diverses hypothèses émises au sujet de la phylogénèse de ces dispositifs et de la constitution des éléments en jeu, il nous paraît utile de signaler le sens vraisemblable de la transformation. Deux des hypothèses précédemment admises vont nous y aider : d'une part, il nous faut partir du type généralisé ou paléostylique (au sens de DE BEER, 1930), l'arc mandibulaire ne se distinguant pas encore des autres arcs viscéraux par un type de suspension particulier ; d'autre part, il nous faut passer, avant d'atteindre les divers états connus dans la nature actuelle, par une phase, dite aphiétohyoïdienne, où, les mâchoires étant déjà constituées, l'arc hyoïdien demeurait libre, et le spiracle entièrement ouvert. Que cette phase puisse être ou non représentée par les Acanthodiens, elle semble correspondre nécessairement à un type « autodistylique », qui serait donc celui des premiers Vertébrés à mâchoires. L'évolution pourrait alors se poursuivre dans deux directions divergentes :

— soit par l'adjonction, au système de suspension précédent, d'un élément extrinsèque, appartenant à l'arc suivant, l'hyomandibulaire ; dans un premier pas, cette contribution demeurerait modeste, et une partie du spiracle pourrait demeurer ouverte (amphistylie) ; puis, la nouvelle connexion prendrait de plus en plus d'importance, jusqu'à ce que l'hyomandibulaire assure pratiquement à lui seul la suspension (hyostylie) ;

— soit (comme chez les Agnathes) par soudure pure et simple du palato-carré à la tige trabéculaire de l'endocrâne, ce qui aurait permis à l'arc hyoïdien de demeurer indépendant (autosytilie).

Cette vue, qui n'est pas sans soulever certaines difficultés, nous paraît avoir pour elle la logique et la simplicité. Aussi, avec des variantes, est-elle le plus souvent admise et enseignée. Il faut pourtant signaler que le point de vue d'un des paléontologistes les plus compétents en la matière, STENSTRÖM, diffère quelque peu de cette conception. Pour lui (1969), on l'a dit, le palato-carré des Gnathostomes primitifs, comprenait toujours l'épiprémantibulaire et l'épimandibulaire, formant respectivement le processus orbitaire et basal, qui s'articulaient avec les éléments pharyngiaux des arcs correspondants, intégrés à l'endocrâne. Mais, par suite de la grande extension vers l'arrière de l'appareil mandibulaire, l'arc hyoïdien participait déjà également à la suspension : celle-ci, ainsi réalisée entre l'endocrâne et les trois arcs viscéraux les plus antérieurs, peut être nommée *tristylique*. De ce type primitif dériveraient tous les autres modes de suspension. Les Arthrodires, les Acanthodiens, tout comme certains Elasmobranches, acquièrent en plus une connexion otique. Mais, en général,

la suspension allait se simplifiant par perte de l'une ou l'autre des connexions primitives.

À la réflexion, cette théorie diffère somme toute assez peu de la précédente. Elle consiste simplement à nier la réalité du concept d'autodiasylie, ce qui est logique, puisque ce type de suspension serait celui de formes aphétohyoïdiennes (ou, du moins, seul compatible avec elles), formes dont STENSIÖ n'admet pas l'existence, ni chez les Arthrodires (en quoi il est suivi par la majorité), ni chez les Acanthodiens (où l'opinion de WATSON est encore en discussion). La controverse se ramène donc en fin de compte pour l'essentiel à savoir si les connexions mandibulaire et hyoïdienne avec l'endocrâne ont été acquises successivement ou simultanément, ce qui ne peut être tranché en l'absence de toute observation conclusive. Ici, encore, c'est donc l'étude plus poussée des Acanthodiens ou de Gnathostomes éventuellement plus archaïques qui permettra seule un progrès de cette question : mais on peut affirmer que l'image que nous nous faisons de l'évolution du mode de suspension de la mandibule des Poissons ne saurait en être gravement ébranlée.

Conclusions

On aura sans doute été frappé, dans l'exposé précédent, de la part de l'imagination théorique par rapport à celle de la connaissance concrète, et on pourra être tenté de discréditer par là cette forme de recherche qui semble consister à accumuler des hypothèses incertaines en regard des faits établis. La nature du problème choisi et la forme de notre science en sont également responsables.

D'une part, comme dans tous les problèmes d'origine, nous ne connaissons qu'une infime partie de l'histoire de la vie, l'essentiel ne nous est pas donné, mais doit être induit sous forme d'une interpolation logique, d'un pont fragile jeté entre deux rives écartées. C'est le phénomène classique de l'« effacement des pédoncules phylétiques » : tout changement de structure important, toute révolution d'un système, occasionne pour l'organisme en évolution une période confuse, instable, et ses traces n'ont qu'une infime probabilité de s'inscrire dans les annales de la Terre, qui n'enregistrent que les succès acquis. D'où l'impression de discontinuité naturelle, d'autant plus sensible qu'on a affaire à des phénomènes plus lointains dans le temps.

D'autre part, la marche de l'esprit exige la continuité : là où la nature nous présente de grandes étapes déjà accomplies, nous ne pouvons comprendre le processus d'évolution que s'accomplissant pas à pas ; nous sommes donc tenus d'en reconstruire patiemment, avec l'aide de l'imagination, les termes inconnus, en espérant que la chance nous apportera un jour confirmation de nos hypothèses. On ne doit donc pas s'inquiéter outre mesure du caractère conjectural de notre science. Là où l'expérience n'est pas possible, la méthode expérimentale n'en reste pas moins valable : l'analyse des faits engendre l'hypothèse, dont la vérification dépend ici essentiellement des hasards de l'investigation paléontologique. Suivant l'heureuse formule du P. DE SAINT-SEINE, les fossiles doivent être « au rendez-vous du calcul ». Procédé aléatoire, certes, mais le seul. L'audace est ici obligée, car s'en tenir aux faits serait consentir à ne rien comprendre.

* * *

Comme souvent en pareil cas, le progrès organique semble avoir dépendu, au cours de l'évolution de l'appareil pharyngien des premiers Vertébrés, de la substitution à un système passif et généralisé de certains mécanismes actifs plus efficaces et plus différenciés : à partir d'ancêtres prochordés, relativement peu mobiles et étroitement inféodés, par leur régime microphage, à certaines conditions particulières de milieu, les Prévertébrés perfectionnèrent d'abord le système musculaire oralo-branchial : le courant d'eau respiratoire et nutritif qui traversait le pharynx ne fut plus assuré uniquement par le faible moyen de cils vibratiles tapissant la cavité, mais grâce à l'activité d'une pompe musculaire plus puissante, d'abord (et sans doute très tôt) expiratrice, plus tard aussi inspiratrice. En même temps, les fonctions pharyngiennes se précisaient et se différençaient en deux régions distinctes : alors que les particules ingérées avaient été d'abord retenues par le mucus au niveau des fentes branchiales, ce système de « filtration muqueuse » tendit ensuite à se localiser à l'entrée du pharynx, permettant aux arcs viscéraux postérieurs de se spécialiser dans la seule fonction respiratoire, grâce à l'accroissement et à la complication des surfaces branchiales. Les arcs antérieurs, progressivement libérés de cette fonction, pouvaient dès lors évoluer pour leur propre compte en un système de nutrition plus efficace : la succion étant devenue plus puissante, des proies plus volumineuses purent être ingérées, et à la filtration muqueuse put alors se substituer complètement une filtration mécanique (en particulier par l'acquisition de branchieténies).

Mais la grande innovation fut la spécialisation d'un des arcs antérieurs en une pince préhensile. La subdivision de chaque arc viscéral en une série de pièces articulées, qui avait accompagné sa muscularisation, constituait en quelque sorte une préadaptation (au sens de CUÉNOT) à cette formule nouvelle : retenir, puis capturer ou prélever, des proies ou des masses alimentaires d'un certain volume. En effet, les deux pièces principales de l'arc, l'épibranchial et le cératobranchial, sont déjà disposées à la manière d'une telle pince. Il est possible que la différenciation se soit opérée, successivement ou simultanément, sur plusieurs des arcs antérieurs, agrandissant *ipso facto* l'orifice buccal. Mais, pour des raisons sans doute extrinsèques, un seul d'entre eux, l'arc mandibulaire, devait conserver et perfectionner la fonction prédatrice, tandis que l'arc ou les arcs prémandibulaires disparaissaient ou s'intégraient partiellement à telle ou telle partie de l'architecture crânienne, alors en pleine évolution, ou même à l'arc mandibulaire.

Enfin, la consolidation de l'appareil mandibulaire ainsi constitué entraînait des connexions plus étroites avec l'endocrâne, d'abord par la formation de deux ou trois processus articulaires du palato-carré, puis éventuellement par l'adjonction des éléments proximaux de l'arc suivant (hyomandibulaire), ou encore par une soudure complète du palato-carré à l'endocrâne. Un revêtement dermique et l'apparition des dents venaient compléter cet appareil.

On assiste ainsi en somme à un exemple particulier du schéma classique de toute invention organique : une phase de préadaptation, au cours de laquelle un organe ancien évolue lentement, au gré d'un perfectionnement hasardeux, en un sens nouveau encore mal défini ; puis l'établissement, à la faveur de l'orientation ainsi peu à peu précisée, d'une fonction nouvelle, qui assure à

l'organisme de meilleures possibilités d'existence ; enfin, une phase de post-adaptation, où la nouvelle architecture se perfectionne à son tour, en se diversifiant au fil des lignées par de multiples ajustements de détail.

*
* *

Mais une telle évolution ne peut être considérée isolément ; elle n'a de sens que par l'ensemble des modifications organiques qui l'accompagnent. On peut même assurer qu'elle dépend plus généralement encore des facteurs du milieu, auquel elle s'intègre et qu'elle contribue, en retour, à modeler.

Le rapport proie-prédateur a été souvent compris comme un mobile de perfectionnement organique. Le mode d'activité nouvelle qu'il implique contribue à l'accroissement du métabolisme, au perfectionnement des appareils nerveux récepteurs et effecteurs, à celui des organes de la locomotion etc. Cette conception de l'évolution comme adaptation progressive, par rétroaction (feed-back), entre l'organisme et le milieu, physique et biologique, duquel il dépend et dont il tend à se servir ou à se protéger, pour son bénéfice ou pour celui de sa lignée, est certainement juste et intéressante. Mais elle doit surtout nous faire comprendre que le véritable moteur de l'évolution n'est pas finalement la pression hasardeuse du milieu, mais la capacité de réponse de l'organisme lui-même qui le domine ou s'efforce de s'en libérer.

Il serait inexact de présenter l'acquisition des mâchoires et le passage corrélatif du régime microphage à la vie prédatrice comme cause première des perfectionnements nerveux et locomoteurs qui l'accompagnèrent ou s'ensuivirent. Tout au plus en furent-ils l'occasion, plutôt encore un élément. L'activité prédatrice n'a de sens que pour un organisme déjà parvenu à un haut degré d'intégration. « La tête est d'abord une mâchoire portée » : la formule de DELATRE est belle ; nous ne croyons pas qu'elle soit rigoureuse.

L'évolution de l'appareil mandibulaire n'est donc qu'un aspect d'une évolution plus générale, qui englobe à la fois la céphalisation, le perfectionnement de l'appareil locomoteur et particulièrement des appendices, etc. On a d'ailleurs dit au passage comment ces facteurs corrélatifs ont pu même directement intervenir dans le processus de transformation de l'arc mandibulaire : c'est la flexure de l'encéphale, due à la cérébralisation incipiente, qui est sans doute à l'origine de la destinée singulière de cet arc ; ce sont des muscles de la ceinture scapulaire qui vinrent contribuer à mobiliser les arcs viscéraux au cours de leur évolution vers le type articulé, lequel devait rendre possible la formation de la pince mandibulaire. On pourrait sans doute allonger la liste : cela reviendrait à commenter une fois de plus la fable de LA FONTAINE : « les membres et l'estomac » !

*
* *

Les conséquences de la formation des mâchoires, quoiqu'indistinctes de celles de l'évolution entière de l'économie des Prévertébrés, doivent être ici exprimées. Elles sont énormes : aucun des perfectionnements subséquents du groupe n'en est indépendant. La première et une des plus évidentes est sans doute une certaine libération de l'organisme vis-à-vis de la contrainte nutritive. Par suite de la petitesse et de la valeur nourricière aléatoire des particules dont il doit se contenter, l'animal microphage, en dépit de la petite taille que lui

impartit généralement son mode de vie, emploie la majeure partie de son activité à entretenir le courant d'eau dont il retire à la fois la substance de sa digestion et l'oxygène de sa respiration. Le prédateur macrophage, au contraire, peut absorber d'un seul coup une grande quantité de nourriture, ce qui peut lui permettre, au moins à long terme, d'employer une plus grande part de son temps et de son énergie à des occupations différentes. N'étant plus contraint uniquement, suivant la fameuse formule de Maître Jacques, à « vivre pour manger », on peut admettre qu'il puisse ainsi s'approcher de l'idéal « manger pour vivre »¹.

Ainsi, les mâchoires elles-mêmes seront-elles utilisées pour des activités nouvelles : la défense immédiate de l'individu ou de la couvée, la prise et le transport d'éléments empruntés au milieu, l'édification d'un système de protection contre les dangers extérieurs, la fabrication d'instruments et d'outils accroissant le pouvoir et le domaine d'action de l'organisme. Toutes ces ressources, qui s'accroîtront plus tard par l'adjonction de moyens organiques encore mieux adaptés, ne sont certes encore chez les Poissons ni très répandues, ni très efficaces, mais avec le perfectionnement corrélatif du système nerveux et celui des appendices pairs, auxquels elles contribueront en retour, elles deviennent au moins possibles, et l'évolution saura plus tard en tirer largement profit².

Un des premiers effets dans ce sens a pu être la disparition de la lourde cuirasse des Ostracodermes. YOUNG (1930, p. 138) pense ainsi que l'apparition des mâchoires a rendu « unnecessary the heavy armature so characteristic of many early Vertebrates ». Mais il est aussi plausible de penser avec SPELDNAES (1967) que les lourds squelettes phosphatés des Vertébrés primitifs sont apparus indépendamment dans différentes lignées parce que les mécanismes osmo-régulateurs, encore peu efficaces, rendaient nécessaire un squelette étendu. Lorsque ceux-ci se perfectionnèrent, le squelette se réduisit.

On peut donc à juste titre soutenir, à condition de n'en pas faire un privilège trop exclusif, que l'acquisition des mâchoires constitue pour les Vertébrés non seulement un important progrès dans le mécanisme alimentaire, mais aussi la condition première de bien d'autres perfectionnements majeurs, qui devaient assurer, avec le temps, la réussite du phylum et son emprise progressive sur le milieu et sur les phylums concurrents.

Addendum

A l'occasion de la discussion de ce texte, nous avons pris connaissance de deux faits récemment découverts, ayant quelque rapport avec notre sujet :

1) Certaines Ascidies de grandes profondeurs (Aspiraculates) se nourrissent en capturant activement de petites proies grâce à leur siphon buccal transformé en trompe évaginable (MONNIOT et MONNIOT, 1968). Il existe donc, en dehors des Vertébrés, et même dans des conditions de vie sessile, des Chordés susceptibles d'avoir évolué (suivant un tout autre processus, il est vrai) du régime microphage au régime macrophage (communication de M. C. MONNIOT).

2) On connaît depuis peu des Lamproies fossiles, en bon état de conservation, provenant de nodules du Pennsylvanien de l'Illinois (U.S.A.) (BARDACK et ZANGERL, 1968).

1. Les Cyclostomes, cependant dépourvus de mâchoires, ont pu de leur côté tenter de s'adapter par d'autres moyens à des régimes variés. Mais leurs seules formes actuellement subsistantes sont pratiquement réduites à une sorte de parasitisme.

2. On observe le même processus dans d'autres embranchements : Annélides, Arthropodes, Mollusques.

Le genre *Mayomyzon* était très semblable aux Lamproies actuelles, et ne montre de ressemblance particulière ni avec les Ostracodermes, ni avec les Myxines. Ceci confirme la stabilité de la famille et l'indépendance évolutive ancienne des deux groupes actuels de Cyclostomes (communication de M^{lle} D. SIGOGNEAU).

Nous n'avons pu tenir compte de l'important article de JOLLIE (1968), parvenu trop tard à notre connaissance.

Laboratoire d'Anatomie comparée

Résumé

Les transformations de la région pharyngo-branchiale des Vertébrés sont interprétées en rapport avec les modifications fonctionnelles corrélatives, qui intéressent à la fois la respiration et la nutrition. Un stade protoeraniote hypothétique, pharyngotremie et microphage, conçu par analogie avec l'*Amphioxus*, a dû précéder la divergence des deux lignées, seules représentées actuellement, des Cyclostomes (Entobranchiata) et des Gnathostomes (Ectobranchiata). Cette évolution est essentiellement suivie dans la perspective du problème, anatomique et fonctionnel, de la formation des mâchoires. On y reconnaît trois stades essentiels :

1) Dans le type *Agnathe primitif*, dont l'Ammoécète nous offre une image fonctionnelle approximative, la circulation de l'eau à travers une corbeille branchiale, soutenue par des arcs squelettiques insegmentés, est assurée par le jeu de muscles uniquement constricteurs (expireurs) ; l'inspiration résulte du relâchement élastique des arcs. La nutrition s'effectue par filtration muqueuse, à l'entrée du pharynx, des particules microscopiques aspirées avec l'eau du courant respiratoire.

2) Dans le type *Préichthyen* hypothétique, apparaît, avec la fragmentation des arcs squelettiques viscéraux, une musculature dilatatrice, antagoniste de la précédente. Des lames branchiales apparaissent, accroissant les surfaces dévolues aux échanges gazeux respiratoires. Avec l'augmentation de la puissance de succion, des éléments plus volumineux peuvent être aspirés et retenus par les arcs branchiaux antérieurs, la filtration muqueuse étant remplacée par une filtration mécanique (branchicténies).

3) Enfin, le type *Gnathostome* voit la spécialisation d'un des arcs antérieurs, l'arc mandibulaire, en une pince préhensile, dont l'élément fixe (palato-carré) est suspendu au crâne suivant des modalités diverses, tandis que l'élément mobile (mandibule) s'y articule par un condyle. L'arc ou les arcs, prémandibulaires disparaissent ou s'intègrent à l'endocrâne. Les arcs postmandibulaires n'assurent plus pour l'essentiel qu'une fonction respiratoire, à l'exception de l'arc hyoïdien qui peut éventuellement s'associer, par ses éléments proximaux, à la suspension de l'arc mandibulaire.

Abstract

The transformations of the vertebrate pharyngo-branchial region are interpreted here, in relation to the functional modifications affecting both respiration and nutrition. It is assumed that the divergence of the only two phyla to be represented nowadays — Cyclostomata (Entobranchiata) and Gnathostomata (Ectobranchiata) — was preceded by a hypothetical protoeraniote stage (pharyngotrematic and microphagous) conceived in analogy with the living *Amphioxus*. We have examined here only those transformations related to the formation of jaws. Three main stages can be recognized.

1) In the *primitive agnathous* type, which is approached, functionally speaking, by the living ammocoete, the circulation of water through the branchial basket (sup-

ported by unsegmented skeletal arches) is produced solely by the action of constrictor muscles (exhalators) ; the inhalation results from the mere elasticity of the branchial arches. Nutrition is ensured by the mucous filtration, at the entrance of the pharynx, of microscopic particles contained in the circulating water.

2) In the hypothetical *pre-ichthyan* stage, the visceral skeletal arches become fragmented and, at the same time, a dilating musculature, in opposition with the above one, is developed. Branchial lamina appear, which increase the surface through which the respiratory exchanges are effected. With an increase of the power of suction, larger particles can be taken in and retained by the anterior branchial arches, and the mucous filtration becomes replaced by a mechanical one.

3) Lastly, the *gnathostome* type is marked by the specialization of one of the anterior arches, the mandibular arch, and its transformation into a prehensile pincher, whose fixed component (palatoquadrate) can be diversely attached to the skull while its mobile element (mandible) articulates with it by a condyle. The premandibular arch — or arches — disappear or become incorporated in the endocranium. The postmandibular arches are now mainly respiratory in function, with the exception of the hyoid arch which may sometimes participate, by its proximal extremity, in the suspension of the mandibular arch.

Zusammenfassung

Die Abwandlungen der pharyngo-branchialen Gegend der Wirbeltiere werden im Verhältnis zu den korrelativen funktionellen Veränderungen gedeutet, welche zugleich Atmung und Ernährung betreffen. Ein hypothetisches protokraniotes Stadium (pharyngotrematisch und mikrophagisch), das sich aus Analogie mit dem *Amphioxus* ergibt, ist wahrscheinlich der Abweichung der beiden Linien vorausgegangen, welche heute lediglich durch Cyclostomen (Entobranchiaten) und Gnathostomen (Ectobranchiaten) vertreten sind. Diese Entwicklung wird hier im wesentlichen im Hinblick auf die anatomischen und funktionellen Probleme der Bildung der Kiefer verfolgt. Es lassen sich drei Hauptstadien unterscheiden.

1) Bei dem Typus *primitive Agnatha*, dessen annäherndes funktionelles Bild der *Ammocoetes* darstellt, läuft das Wasser durch einen von unsegmentierten Skelettbögen gestützten Kiemenkorb hindurch, wobei ausschliesslich konstriktore (expiratorische) Muskeln in Anspruch genommen werden. Der Einatmung entspricht die elastische Entspannung der Bögen. Die Ernährung wird dadurch bewirkt, dass die mit dem Wasser des Atmungsstromes eingesangten mikroskopischen Teilchen am Schlundkopfsingang durch Schleim filtrierte werden.

2) Bei dem hypothetischen Typus *Preichthia* begleitet eine der vorerwähnten entgegengesetzte dilatatorische Muskulatur die Zersplitterung der visceralen Skelettbögen. Das Vorhandensein von Kiemenblättern vergrössert die dem Gasaustausch des Atmungs Vorganges dienenden Flächen. Durch die Erhöhung der Saugkraft können grössere Partikel angesaugt und durch die vorderen Kiemenbögen zurückgehalten werden, wobei ein mechanisches Filtrieren (Branchictenien) das frühere Schleimfiltrieren ersetzt.

3) Zuletzt wird bei dem Typus *Gnathostomata* einer der vorderen Bögen, der Kieferbogen, zu einer Greifzange spezialisiert, dessen feststehender Teil (Palatoquadratum) an dem Hirnschädel auf verschiedene Art und Weise aufgehängt ist, während der bewegliche Teil (Unterkiefer) durch ein Kondylum gelenkartig artikuliert wird. Der Vorderkieferbogen-bcziehungsweise die Vorderkieferbögen-verschwinden oder werden dem Endokranium integriert. Die Hinterkieferbögen üben im wesentlichen nur noch eine Atmungsfunktion aus, mit Ausnahme des Zungenbogens, der gegebenenfalls durch seine Proximalsegmente an der Aufhängung des Kieferbogens teilhat.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLIS, E. P., 1923. — Are the polar and trabecular cartilages of Vertebrates embryos the pharyngeal elements of mandibular and premandibular arches ? *J. Anat.*, 58, pp. 37-51.
- ARAMBOURG, C., et L. BERTIN, 1958. — Classe des Chondrichthyens. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 13, fasc. 3, pp. 2010-2067.
- BARDACK, D., et R. ZANGERI, 1968. — First fossil Lamprey : a record from the Pennsylvanian of Illinois. *Science*, 162, pp. 1265-1267.
- BARRINGTON, E. J. W., 1937. — The digestive system of Amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*). *Phil. Tr. roy. Soc. Lond.* (B), 228, pp. 269-312.
- BEER, G. R. DE, 1931. — On the nature of the trabecula cranii. *Quart. J. Micr. Sci.*, N. S., 74, pp. 701-731.
- 1937. — The development of the Vertebrate skull. Oxford, Clarendon Press, 552 p.
- BERTIN, L., 1958. — L'appareil digestif des Poissons. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zool.*, 13, fasc. 2, pp. 1249-1302.
- 1958. — Organes de la respiration aquatique. *Ibid.*, 13, fasc. 2, pp. 1303-1342.
- BULMAN, O. M. B., 1931. — Note on *Palaeospondylus gunni* Traquair. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 10^e ser., 8, n^o 44, pp. 179-190.
- BYSTROW, A. P., 1956. — L'origine des Cyclostomes. *Ezhegodnik, Vses., Paleontol. Obshchestva* (Moskva), 56, pp. 307-316 (en russe).
- COLBERT, E. H., 1955. — Evolution of the Vertebrates. New York, Wiley & Sons, London, Chapman and Hall, 479 p.
- CORSY, F., 1933. — Évolution de l'appareil hyobranchial. (Thèse Sci. Paris), Marseille, éd. Ciarfe, 334 p.
- COUVREUR, E., 1898. — Étude sur la respiration des Poissons, mécanisme respiratoire chez les Cyclostomes. *Ann. Soc. linn. Lyon*, 44, pp. 105-109.
- DAMAS, 1944. — Recherches sur le développement de *Lampetra fluviatilis*. II, Contribution à l'étude de la céphalogénèse des Vertébrés. *Arch. Biol.*, 55, pp. 1-282.
- 1954. — La branchie préspiraculaire des Céphalaspides. *Ann. Soc. zool. Belg.*, 85, pp. 89-102.
- 1958. — Crâne des Agnathes. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 13, fasc. 1, pp. 22-39.
- DELAGE, Y., et E. HEROUARD, 1898. — *Traité de Zoologie concrète*, 8, les Prochordés. Paris, Reinwald éd., 379 p.
- DELATTRE, M. A., et R. FENART, 1960. — L'évolution du crâne et le cosmos. *Cah. Etud. biol.*, Lyon, n^{os} 6-7, pp. 47-60.
- DENISON, R. H., 1960. — Fishes of the Devonian Holland Quarry Shale of Ohio. *Fieldiana, Geology*, 11, n^o 10, pp. 555-613.
- 1961. — Feeding mechanisms of Agnatha and early Gnathostomes. *Am. Zool.*, 1, pp. 177-181.
- DEVILLERS, Ch., 1958. — Le crâne des Poissons. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 13, 1, pp. 551-687.
- DRACH, P., 1948. — Céphalocordés. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 11, pp. 931-1037.

- EDGEWORTH, F. H., 1935. — The cranial muscles of Vertebrates. Cambridge, Univ. Press, 493 p.
- FONTAINE, M., 1958. — Formes actuelles des Cyclostomes. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **13**, 1, pp. 13-172.
- GARSTANG, W., 1928. — The morphology of the *Tunicata* and its bearings on the phylogeny of the Chordata. *Quart. J. Micr. Sci.*, **72**, pp. 51-187.
- GASC, J.-P., et J. LESSERTISSEUR, 1964. — La céphalisation et le problème de l'intégration organique. *Cah. Etud. biol.*, Lyon, n^{os} 13-15, pp. 115-152.
- GEGENRAUR, K., 1864-1872. — Untersuchungen zur vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig, Engelmann, 3 vol.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1831. — Recherches sur de grands Sauriens trouvés à l'état fossile vers les confins maritimes de la Basse Normandie..., Paris, Didot, 138 p. (*Mém. Acad. Roy. Sci.*, p. 12).
- GOODRICH, E. S., 1930. — Studies on the structure and development of Vertebrates (rééd.), 1958, New York, Dover publ., 837 p. (2 vol.).
- GRASSÉ, P.-P., et Ch. DEVILLERS, 1965. — Précis de Zoologie, II, Vertébrés, Paris, Masson et C^{ie}, 1129 p.
- GREGORY, W. K., 1946. — The rôle of motile larvae and fixed adults in the origin of the Vertebrates. *Quart. Rev. Biol.*, **21**, pp. 348-364.
- 1959. — Fish skulls, a study of the evolution of natural mechanisms. Laurel (Florida), Lundberg ed., 481 p.
- GUSTAFSON, G., 1935. — On the biology of *Myxine glutinosa* L. *Ark. Zool.*, **28** A, n^o 2, pp. 1-8.
- HARRIS, J. E., 1936. — The rôle of the fins in the equilibrium of the swimming fish. I, Wind-tunnel tests on a model of *Mustelus canis*. *J. Exp. Biol.*, **13**, pp. 476-493.
- HEINTZ, A., 1958. — The head of the Anaspid, *Birkenia elegans*. Trad. *In* : Studies on fossil vertebrates. T. S. Westoll ed., Athlone Press, London, pp. 71-85.
- 1967. — Some remarks about the structure of the tail in Cephalaspids. *In* : *Évolution des Vertébrés*, Paris, C.N.R.S. éd., pp. 21-35.
- HEYLER, D., 1962. — Les Acanthodiens et le problème de l'aphéthoïdie. *In* : *Problèmes actuels de Paléontologie*, Paris, C.N.R.S. éd., pp. 39-48.
- 1969. — Acanthodii. *In* : PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, **4**, 2, pp. 21-70.
- HOLMGREN, N., 1940-1942. — Studies on the head of Fishes. Embryological, morphological and phylogenetical researches (I et III). *Acta Zool.*, Stockholm, **21**, pp. 51-267, et **23**, pp. 129-261.
- et E. STENSIÖ, 1936. — Kraniaum und Visceralskelett der Akrænier, Cyclostomen und Fische. *In* : BÖLK et al., *Handb. d. Vergl. Anat. Wirbelt.*, **4**, pp. 233-500.
- HOLTFRETER, J., 1935. — Die totale Exogastrulation, eine Selbstablösung des Ektoderms vom Entomesoderin. *Arch. Mikr. Anat. u. Entwickl. Mech.*, **129**, pp. 669-793.
- HUGHES, G. M., 1963. — Comparative physiology of Vertebrate respiration. Heinemann, London, 143 p.
- HUXLEY, T. H., 1874. — On the structure of the skull and the heart of *Menobranchnus lateralis*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pp. 186-204.
- JARVIK, E., 1954. — On the visceral skeleton in *Eusthenopteron*, with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *K. Vet. Akad. Handl.*, Stockholm, (4), **5**, n^o 1, 104 p.

- 1960. — Théories de l'évolution des Vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs. Paris, Masson éd., 104 p.
- JOHANSEN, K., et R. HOL, 1960. — A cineradiographic study of respiration in *Myxine glutinosa* L. *J. Exp. Biol.*, **37**, pp. 474-480.
- JOLLIE, M., 1968. — Some implications of the acceptance of a delamination principle. In : Nobel Symposium, 4. Almqvist et Wicksell (Stockolm) éd., pp. 89-107.
- KASTSCHENKO, N., 1888. — Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. *Anat. Anz.*, **3**, pp. 445-467.
- KERMACK, K. A., 1943. — The functional significance of the hypocercal tail in *Pteraspis rostrata*. *J. Exp. Biol.*, **20**, pp. 23-27.
- KERR, J. G., 1919. — Text book of Embryology. Volume 2, Vertebrate (without Mammalia). W. Heape ed., London, 591 p.
- KESTEVEN, H. L., 1942-1945. — The evolution of the skull and the cephalic muscles, a comparative study of their development and adult morphology. *Austr. Mus. Sydney Mem.*, **8**, pp. 1-316.
- KJÆR, J., 1924. — The Downtonian fauna of Norway. I, Anaspida. *Videnskapssks. Skr.*, I, Math. Nat. Kl., n° 6, pp. 1-139.
- 1928. — The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, Pteraspids and Cephalaspids. *Paleobiologica*, **1**, pp. 117-134.
- LE DANOIS, Y., 1958. — Système musculaire des Poissons. In : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **13**, fasc. 1, pp. 783-817.
- LEHMAN, J.-P., 1959. — L'évolution des Vertébrés inférieurs. Paris, Dunod éd., 188 p.
- 1964. — L'origine des Vertébrés : le milieu des premiers Vertébrés. In : J. PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, **4**, 1, pp. 78-91.
- MILES, R. S., 1967. — The cervical joint and some aspects of the origin of the Placodermi. In : *Évolution des Vertébrés*, Paris, C.N.R.S. éd., pp. 49-71.
- MONNIOT, C., et F. MONNIOT, 1968. — Les Ascidies de grandes profondeurs récoltées par le navire océanographique américain *Atlantis II*. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **67**, n° 1379, 48 p.
- MOY-THOMAS, J. A., 1939. — Paleozoic fishes. London, Methuen et Cie, pp. 1-ix, pp. 1-149.
- 1940. — On the Devonian fish *Palaeospondylus gunni* Traquair. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond.*, sér. B, **230**, n° 573, pp. 391-413.
- NEWTN, H. G., 1930. — The feeding of Ammocoetes. *Nature*, **126**, pp. 94-95.
- NURSALL, J. R., 1962. — Swimming and the origin of paired appendages. *Am. Zool.*, **2**, pp. 127-141.
- OBRUCHÉV, D., 1967. — On the evolution of the *Heterostrai*. In : *Évolution des Vertébrés*, Paris, C.N.R.S. éd., pp. 37-47.
- PARRINGTON, F. R., 1958. — On the nature of Anaspida. In : T. S. WESTOLL ed., *Studies on fossil vertebrates*, Athlone Press, London, pp. 108-128.
- POLLARD, H. B., 1895. — The oral cirri of Silurroids and the origin of the head in Vertebrates. *Zool. J.*, (Anat.), **8**, pp. 379-424.
- QUATREFAGES, M. A. DE, 1845. — Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du Branchiostome ou Amphioxus. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **4**, pp. 197-248.
- RATHKE, H., 1832. — Anatomisch-philosophisch Untersuchungen über d. Kiemenapparat und d. Zungenbein. Riga et Dorpat, VI, 133 p.

- 1833. — Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des *Blennius viviparus*. *Abhandl., z. Bild. u. Entwickl. Gesch. der Menschen und der Tiere, Leipzig*, **2**, pp. 1-68.
- RAVEN, C. P., 1931. — Zur Entwicklung der Ganglienleiste (I. Teil). *Archiv. Mikr. Anat. und Entwickl. Meck.*, **125**, pp. 210-292.
- RITCHIE, A., 1960. — A new interpretation of *Jamoytius kerwoodi* White. *Nature*, **188**, 4751, pp. 647-649.
- ROMER, A. S., 1933. — Man and Vertebrates (3^e éd. 1941). Chicago, Univ. Chicago Press, 405 p.
- 1949. — The Vertebrate body (2^e ed. 1955). Philadelphia, London, Saunders ed., 644 p.
- 1958. — Phylogeny and behaviour with special reference to Vertebrate Evolution. *In* : Behaviour and Evolution, Roe et Simpson ed., Yale Univ. Press, pp. 48-75.
- 1967. — Major steps in Vertebrate Evolution. *Science*, **158**, n^o 3809, pp. 1629-1637.
- RUSSEL, E. S., 1916. — Form and function. A contribution to the history of animal morphology. London, J. Murray ed., 383 p.
- SABAN, R., 1964. — Aspects modernes de la théorie vertébrale du crâne. *Ann. Paléont.*, **50**, pp. 3-21.
- SEWERTZOFF, A. N., 1916-1917. — Étude sur l'évolution des Vertébrés inférieurs. (I et II) (en russe). *Arch. russ. Anat. Hist. Embryol.*, **1**, pp. 1-104 et pp. 425-572.
- 1931. — Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Iena, G. Fischer ed., 371 p.
- SCHAEFFER, B., 1965. — The role of experimentation in the origin of higher levels of organisation. *Systematic Zool.*, **14**, n^o 4, pp. 318-336.
- SCHMALHAUSEN, I. L., 1968. — The origin of terrestrial Vertebrates (trad.). New York and London, Acad. Press, 314 p.
- SNODGRASS, R. E., 1935. — Principles of Insect morphology. New York, London, 677 p.
- SPELDNAES, N., 1967. — The Paleocology of the Ordovician vertebrates of the Harding formation. *In* : Évolution des Vertébrés, C.N.R.S. ed., Paris, pp. 11-20.
- STENSIÖ, E., 1927. — The downtonian and devonian Vertebrates of Spitsbergen. Fam. Cephalaspidae. Skrifter om Svalbard og Nordishsvet. Resultater av de norske Statsunderstøttede Spetsbergenekspeditioner, **12**, 391 p.
- 1958. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, **13**, 1, pp. 173-425.
- 1963. — Anatomical studies on the arthrodiran head. Part. I. *K. Vet. Akad. Handl.*, Stockholm, (4) **9**, n^o 2, 419 p.
- 1964. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. *In* : J. PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, **4**, 1, pp. 96-382.
- 1969. — Arthrodires. *Ibid.*, **4**, 2, pp. 71-692.
- STONE, L. S., 1929. — Experiments showing the role of migrating neural crest (mesectoderm) in the formation of head skeleton and loose connective tissue in *Rana palustris*. *Arch. Entwicklunsgmech. d. Organ.*, **118**, pp. 40-77.
- TRAQUAIR, R. H., 1890. — On the fossil fishes at Achanarras quarry, Caithness. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **6**, 36, pp. 479-485.
- VIALLETON, L., 1911. — Éléments de morphologie des Vertébrés. Paris, Doin éd., 790 p.

- WAHLERT, G. VON, 1965. — The role of ecological factors in the origin of higher levels of organisation. *Systematic Zool.*, **14**, pp. 288-300.
- WATSON, D. M. S., 1937. — The acanthodian Fishes. *Roy. Soc. Phil. Trans.*, sér. B, **228**, n° 549, pp. 49-146.
- WEEL, P. B. VON, 1937. — Die Ernährungsbiologie von *Amphioxus lanceolatus*. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **16**, fasc. 2, pp. 221-272.
- WHITE, E. I., 1935. — The Ostracoderm *Pteraspis* Kiaer and the relationships of the agnathous vertebrates. *Phil. Trans. roy. Soc. Lond.*, B, **225**, pp. 381-457.
- 1946. — *Jamoytius kerwoodi*, a new Chordate from the Silurian of Lanarkshire. *Geol. Mag.*, **83**, pp. 89-97.
- WISCHNITZER, S., 1967. — Atlas and dissection guide for comparative anatomy. San Francisco and London, Freeman ed., 178 p.
- YOUNG, J. Z., 1950. — The life of Vertebrates. Oxford, Clarendon Press, 767 p.